

LES PLANTULES D'ARBRES FORESTIERS DE GUADELOUPE: ADAPTATIONS STRUCTURALES ET DIMENSIONNELLES¹

Alain ROUSTEAU

Laboratoire de Botanique tropicale, Equipe de recherche: Structures foliaires et écomorphologie des plantes tropicales,
U.E.R. 59, Université Pierre et Marie Curie (PARIS VI), 12, rue Cuvier, 75005 PARIS.

SUMMARY

Seedlings of some forest species were studied in the Guadeloupe. Cotyledon morphology presents basic characteristics of seedlings. In the rain forest, three fundamental categories are living: foliar cotyledons (39 %), succulent hypogeous cotyledons (39 %) and succulent epigeous cotyledons (21 %). Three biotopes were considered: the understory, the clearing and the open environment. Firstly, adaptive relationships may be supposed from the results of a ternary diagram obtained by plotting the distribution of the three seedling types within the three environments.

Secondly, adaptive dimensional relationships are revealed by the correlation between measurements (height above the ground and surface of the first chlorophyllous organs) and the three morphological patterns. For instance the seedling may be doubled in size in one environment which receives less light.

Les espèces ici traitées appartiennent à un ou à plusieurs biotopes qui composent la forêt dense de Guadeloupe. Toutes, en un lieu ou un autre, participent à la constitution de la voûte. A ce titre, elles déterminent à la fois leurs descendances et les milieux où vont se développer ces descendances. Si développement il y a, il atteint nécessairement le stade de plantule. La plantule résulte, en effet, de la transformation de l'embryon par la germination («germination» prise au sens de GATIN, 1924). Rigoureusement, on ne doit plus parler de plantule lorsque la croissance manifeste de l'individu utilise les assimilats photosynthétiques (ALEXANDRE, 1977).

Ainsi définie, la plantule ne croît qu'aux dépens de réserves séminales. La transition au métabolisme assimilateur, marquant la fin du stade plantulaire, est éminemment précaire, comme en atteste le très faible nombre de rescapés d'une «brosse de semis». On pourra préciser ultérieurement quel sens donner à cette précarité.

I. — LES STRUCTURES

Les cotylédons interviennent pour une part importante dans le polymorphisme des plantules. Ils offrent d'ailleurs un critère de détermination précieux car peu ambigu. Une observation, même superficielle, permet d'en distinguer aisément trois catégories majeures:

¹ Les observations qui font l'objet du présent exposé ont été effectuées dans le cadre d'une étude des arbres des Petites-Antilles dont l'Office National des Forêts est l'initiateur, et que M. B. Rollet coordonne.

1. — *Les cotylédons foliacés*: verts et exposés, comme ceux du «marbri» (*Richeria grandis* Vahl., *Euphorbiaceae*) représentés sur la figure 1.

2. — *Les cotylédons succulents épigés*: exposés à l'extrémité d'un hypocotyle aérien, en général non verts et inaptes à la photosynthèse. Le «bois rouge carapate» (*Amanoa caribaea* Kr. et Urb., *Euphorbiaceae*) en fournit un exemple (Fig. 2).

3. — *Les cotylédons succulents hypogés*: demeurant au niveau de la litière, le plus souvent à l'intérieur de téguments persistants. Le «mirobolan» (*Hernandia sonora* L., *Hernandiaceae*) illustre ce dernier cas (Fig. 3).

FIG 1 — Plantule de *Richeria grandis* Vahl. (*Euphorbiaceae*) à cotylédons foliacés.

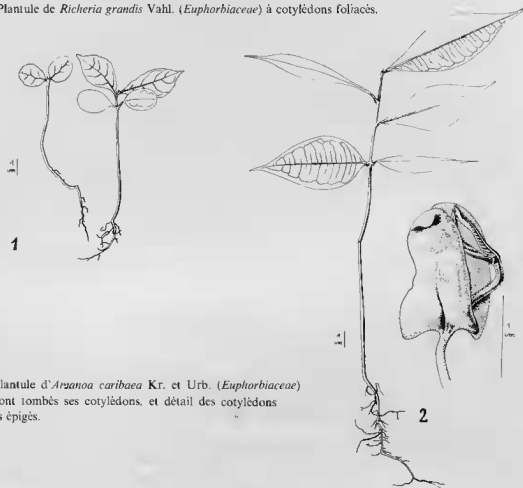


FIG 2 — Plantule d'*Amanoa caribaea* Kr. et Urb. (*Euphorbiaceae*) lorsque sont tombés ses cotylédons, et détail des cotylédons succulents épigés.

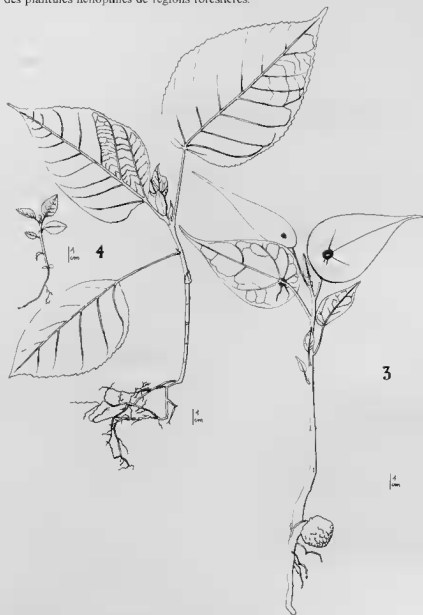
D'autres expressions des caractères cotylédonaire se rencontrent plus rarement. Les cotylédons succulents sont en effet parfois verts (*Erythroxylon squamatatum* Sw., *Erythroxylaceae*); ou encore, comme chez *Inga ingoides* L. (*Mimosaceae*), quoique succulents et dépourvus de tégument, ils demeurent exposés sur le sol. Il existe aussi des cotylédons suçoirs (*Annona montana* Macf., *Annonaceae*), des cotylédons soudés (*Syzygium jambos* (L.) Alst., *Myrtaceae*)...

A chaque type cotylédonaire est lié, dans le développement de la plantule, un comportement physiologique particulier.

Ainsi, les plantules dont les cotylédons sont foliacés bénéficient rapidement d'une assimilation chlorophyllienne, souvent même, avant le développement complet de l'hypocotyle (LOVELL et MOORE, 1970). Mais la

FIG 3— Plantule de *Hernandia sonora* L. (*Hernandiaceae*) à cotylédons succulents hypogés protégés par les téguments.

FIG 4— Plantule de *Cecropia peltata* L. (*Moraceae*) à cotylédons foliacés. Les dimensions très réduites de la plantule caractérisent des plantules héliophiles de régions forestières.



faiblesse des réserves (cotylédonaire et hypocotylaires) ne permet qu'une croissance limitée et une survie très brève lorsque l'éclairement ambiant ne satisfait pas au besoin de l'espèce.

Les réserves plus consistantes des plantules à cotylédons succulents épigés sont généralement² totalement épuisées par la germination. Les cotylédons tombent alors précocement dès que sont exposées les premières feuilles assimilatrices, mais ils ont assuré la croissance initiale longue d'une plantule puissante.

² MAURY (1978) cite cependant des plantules de *Dipterocarpaceae* dont les cotylédons succulents épigés persistent deux ou trois ans. Ces espèces montrent, en dépit de leur morphologie, un comportement analogue à celui des plantules à cotylédons succulents hypogés

Enfin, bien des espèces profitent des réserves séminales plus durablement : plusieurs mois, plus d'un an parfois. Les cotylédons volumineux restent au sol, protégés par des téguments. La persistance de la plantule, en éclaircissement limitant, ne s'accompagne que d'une activité morphogène imperceptible, ne dissipant les réserves cotylédonaires que parcimonieusement.

Symphonia globulifera L. f. (*Clusiaceae*), le palétuvier jaune, se comporte comme une espèce de ce dernier groupe, bien que les réserves soient emmagasinées dans un hypocotyle hypertrophié.

Les plantules des espèces étudiées (53), toutes appartenant à la forêt dense, se répartissent entre les trois catégories structurales retenues, comme il suit :

21 % des plantules possèdent des cotylédons succulents épigés.

Les deux autres catégories se partagent équitablement l'effectif restant :

39 % des plantules montrent des cotylédons foliacés

39 % des cotylédons succulents hypogés.

La forêt dense, même naturelle, présente une diversité mésologique que souligne, et que détermine d'ailleurs, sa composition floristique (au moins certains de ses aspects). Il se pose la question de savoir si les plantules, en tant qu'initiatrices de la future composition floristique, révèlent, dans leur morphologie structurale, une certaine sensibilité au biotope. L'hétérogénéité forestière est décrite ici par le biais de césures arbitraires. Sont reconnus les biotopes suivants :

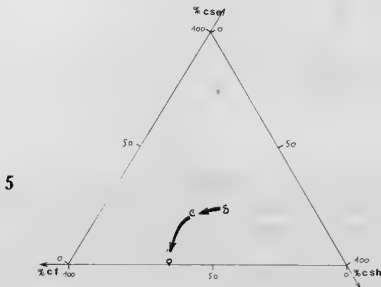
— le sous-bois, globalement plus clair en Guadeloupe qu'ailleurs, en raison des pentes et de la fréquence des cyclones;

— les clairières, ouvertures spatialement réduites (quelles que soient leurs origines);

— les milieux ouverts, conséquences d'une déforestation plus ample (coupes, glissements de terrain...).

Le diagramme ternaire de la figure 5 représente les modifications des fréquences, relatives aux trois types

FIG. 5 — Variations corrélatives des trois catégories de plantules distinguées le long d'un unique gradient mésologique symbolisé par les flèches. Les trois points figurés ne représentent que des étapes arbitraires dans le continuum qui mène des biotopes les plus sombres vers les plus ensoleillés.



Abréviations : s, sous-bois ; c, clairière ; o, milieux ouverts ; cf, cotylédons foliacés ; cse, cotylédons succulents épigés ; csh, cotylédons succulents hypogés.

plantulaires discernés, d'un milieu à l'autre.

Les trois biotopes ne représentent que trois étapes arbitraires le long d'un unique gradient mésologique, conduisant de la pénombre humide à la luminosité de milieux à peine plus secs. En réalité, les fréquences varient, le long de ce gradient, d'une façon aussi continue que les facteurs mésologiques. Et, c'est la flèche (Fig. 5) qui est significative et non les points figurés, artifices de la méthode.

Les plantules à cotylédons foliacés sont d'autant plus fréquentes que le milieu est plus ensoleillé. Du tiers des effectifs spécifiques en sous-bois, elles en forment les 2/3 en milieux ouverts.

La proportion des plantules à cotylédons succulents hypogés décroît inversement, au fur et à mesure qu'augmente l'éclairement global (de 43 % à 33 %).

La même tendance régit la répartition des plantules à cotylédons succulents épigés, mais plus accentuée encore, puisque cette catégorie, au regard de l'échantillon analysé, se trouve exclue des milieux ouverts, alors qu'elle représente 23 % des espèces du sous-bois.

D'où, compte tenu des correspondances énoncées plus haut entre la structure morphologique, la dynamique de la croissance initiale et certaines propriétés du métabolisme, des affinités d'ordre adaptatif transparaissent, c'est-à-dire que les différents types plantulaires ont tendance à occuper les milieux auxquels ils sont prédestinés.

Cependant, il faut remarquer que ces relations ne sont, en effet, que les plus fréquentes. La plantule de *Richeria grandis*, par exemple, se développe fort bien dans le sous-bois alors qu'elle expose des cotylédons foliacés.

II. — LES DIMENSIONS

Les catégories structurales proposées ci-dessus ne rendent pas un compte satisfaisant du polymorphisme plantulaire.

Des variations dimensionnelles flagrantes, telles que celles qui apparaissent lorsque l'on compare la plantule de *Cecropia peltata* L. (*Moraceae*) (Fig. 4) à celle de *Richeria grandis* (Fig. 1), toutes deux à cotylédons foliacés, ne peuvent être dénuées de corollaires comportementaux. La petitesse d'une plantule de *Cecropia* permet la mise en œuvre très rapide de l'assimilation chlorophyllienne, mais sa fragilité et ses négligeables réserves lui confèrent une précarité accrue.

Au fond, quelle que soit sa nature morphologique (cotylédon foliacé ou feuille), c'est la surface du premier organe assimilateur, ainsi que la hauteur par rapport au sol à laquelle il se trouve exposé, qui conditionnent son efficacité. La notion de première surface assimilatrice revêt une signification physiologique et écologique, en ce qu'elle caractérise le stade morphologique où s'inaugure le métabolisme assimilateur.

Au travers de la hauteur et de la surface des premiers organes assimilateurs, il devient possible de décrire des «plantules moyennes», dont les dimensions sont les moyennes arithmétiques calculées sur l'ensemble des plantules que l'on veut décrire.

La confrontation des plantules moyennes (Fig. 6) confirme tout d'abord que les dimensions des plantules sont très dépendantes des catégories structurales. Les plantules à cotylédons foliacés sont les plus petites, celles à cotylédons succulents hypogés, les plus grandes.

En second lieu, les dimensions plantulaires révèlent l'effet du milieu. Il reste constamment vrai, et ce à l'intérieur de chacune des catégories structurales, que les plantules sont d'autant plus grandes que le milieu est sombre et humide.

Le gradient mésologique se traduit en terme de dimensions. Au continuum écologique correspond un continuum adaptatif.

La seconde façon dont les plantules sont morphologiquement assujetties aux milieux réside en une adaptation dimensionnelle, dont les plantules minimales (celle de *Cecropia* par exemple) constituent le terme extrême: une remarquable adaptation héliophile.

III. — LES PLANTULES ET LE COMPORTEMENT SPÉCIFIQUE

Des adaptations physiologiques, non révélées par la morphologie, affectent aussi les plantules. Cependant, dans ses plus remarquables manifestations, l'adaptation des plantules procède de deux modalités éventuellement associées, l'une structurale, l'autre dimensionnelle.

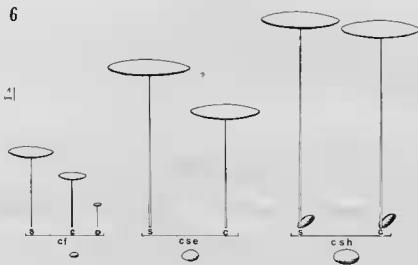
Ainsi analysé, le polymorphisme des plantules souligne leur spécialisation écologique. C'est essentiellement au stade plantulaire qu'un individu se révèle, ou non, comme adapté. C'est là que s'exprime le plus intensément le tempérament de l'espèce et, par voie de conséquence, que se manifeste sa sensibilité à travers des taux de mortalité extrêmes.

Malgré cela, les caractères plantulaires ne définissent pas dans sa totalité le comportement d'une espèce (BURTT, 1972). Il faut leur ajouter les facteurs qui régissent le semis et provoquent la germination; ceux qui font qu'une graine, à un moment donné, se trouve en un lieu donné et y germe. Trois caractères spécifiques semblent intervenir:

— La fructification: de sa fréquence et de son intensité dépendent directement le nombre de graines libérées et le moment de leur libération. Or, d'une façon générale, les grosses graines sont produites en moins grand nombre que les petites (BURTT, 1972). La maturation en est longue et dispendieuse, mais la dissipation énergétique occasionnée par les transferts des métabolites aux fruits est d'autant réduite que les fruits sont moins nombreux (HARPER *et al.*, 1970).

— La dissémination: les grosses graines, barochores, subissent généralement des déplacements peu importants, du moins ceci est-il sensible en forêt dense de Guadeloupe où les grands frugivores n'existent plus. Par contre, les diaspores zoochores, transportées par les oiseaux ou les chauves-souris et, a fortiori, les semences anémochores, sont plus largement dispersées.

FIG 6 — Les «plantules moyennes». Les schémas illustrent les dimensions caractéristiques moyennes (hauteur par rapport au sol et première surface assimilatrice) de chaque catégorie plantulaire, dans les différents milieux considérés ici. La surface des premiers organes assimilateurs (cotylédons pour les plantules à cotylédons foliacés, feuilles pour les autres) est symbolisée par un disque déformé en ellipse par illusion perspective. La plus petite des plantules schématisées est celle de *Cecropia peltata*.



Mêmes abréviations qu'en figure 5.

— Les modalités de la germination conditionnent enfin l'avènement d'une plantule puisque la dormance vient parfois le différer dans le temps. Des graines de petites dimensions (*Cecropia* par exemple, selon PRÉVOST, 1981), appartenant à des espèces héliophiles prolifiques, peuvent demeurer très longtemps en attente dans la litière forestière, constituant majeur du potentiel séminal édaphique (ALEXANDRE, 1979). Les graines des espèces primaires ne montrent pas de semblables comportements (GUEVARA et GOMEZ-POMPA, 1971); or, leurs graines sont, en moyenne, plus volumineuses (Fig. 6).

Ces composantes du comportement ne peuvent être considérées comme strictement inféodées au taxon. La pollinisation, dont dépendent étroitement les caractéristiques de la fructification, fait largement appel aux animaux. De même, des levées de dormance nécessitent la digestion de graines par des frugivores. Mais, c'est surtout dans la dissémination qu'interviennent, avec le plus de conséquences, les animaux. La connaissance de leurs préférences alimentaires et de leur éthologie conditionne notre compréhension de la forêt, de sa composition floristique instantanée comme de sa dynamique.

De ces quelques remarques trop générales, il ressort que les facteurs déterminant la population plantulaire d'un milieu (néophytion d'ALEXANDRE, 1977) sont tous liés, peu ou prou, au volume de la graine. Or, comme l'illustrent les dimensions séminales moyennes portées en figure 6, ni la structure de la plantule, ni ses dimensions caractéristiques ne sont indépendantes de ce volume.

Le comportement d'une espèce apparaît essentiellement déterminé par les éléments suivants:

Premièrement, les facteurs internes et externes régissent le semis (fructification, dissémination) et la germination. Ceux-ci, considérés pour l'ensemble des espèces d'une formation, sont responsables de la constitution de la population plantulaire.

L'avenir de la plante, après cela, dépend des potentialités écologiques de la plantule.

L'étude des plantules fournit des informations sur chacun de ces éléments.

BIBLIOGRAPHIE

- ALEXANDRE (D. Y.), 1977. — Essai de définition morphologique de la plantule. Multigraphie ORSTOM.
 — 1979. — De la régénération naturelle à la sylviculture en forêt tropicale. Multigraphie ORSTOM.
- BURTT (B. L.), 1972. — Plumular protection and some related aspects of seedling behaviour. *Trans. Bot. Soc. Edinb.*, 41: 393-400.
- GATIN (C. L.), 1924. — Dictionnaire aide mémoire de botanique. P. Lechevalier, éd., Paris, 847 p.
- GUEVARA (S. S.) et GOMEZ-POMPA (A.), 1972. — Seeds from surface soils in a tropical region of Veracruz, Mexico. *J. Arnold Arb.*, 53: 312-325.
- HARPER (J. L.) et al., 1970. — The shapes and sizes of seeds. *Ann. Rev. Ecol. Syst.*, 1: 327-356.
- LOVELL (P. H.) et MOORE (K. G.), 1970. — A comparative study of cotyledons as assimilatory organs. *Journ. Experimental Bot.*, 21 (69): 1017-1030.
- MAURY (G.), 1978. — *Dipterocarpaceae*: du fruit à la plantule. Thèse Doctorat d'Etat, Univ. de Toulouse, 2 vol., 432 + 344 p.
- PRÉVOST (M. F.), 1981. — Mise en évidence de graines d'espèces pionnières dans le sol de forêt primaire en Guyane. *Turrialba*, 31 (2): 121-127.
- ROUSTEAU (A.), 1983. — 100 plantules d'arbres guadeloupéens. Aspects morphologiques et écologiques. Thèse 3^e cycle, multigraphiée. 2 vol., 97 + 200 p.